

[第6回日本節足動物発生学会賞「丘英通賞」受賞講演]

鱗翅目雌の翅退化現象に関する比較発生学的研究

新津 修平

Shuhe NIITSU^{1,2,3)}: Comparative developmental studies on wing reduction in female moths (Insecta: Lepidoptera)*

¹⁾ Department of Biological Sciences, Tokyo Metropolitan University, 1-1 Minami-Osawa, Hachioji, Tokyo 192-0397, Japan

²⁾ Department of Arts and Sciences, International Christian University, 3-10-2 Osawa, Mitaka, Tokyo 181-8585, Japan

³⁾ The University Museum, The University of Tokyo, 7-3-1 Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo 113-0033, Japan

E-mail: shu-30@aiores.ocn.ne.jp

https://doi.org/10.60372/paesj.57.0_11

翅を獲得したことにより生活圏を拡大することに成功した昆虫類は、生物の中で最も繁栄しているグループである。一方、有翅昆虫における二次的な翅の退化は、異なった系統間においてそれぞれ異なる適応戦略により独自に進化してきた。特に鱗翅目においては、雌成虫のみに顕著な翅退化を示す例が多く知られている (Heppner 1991; Sattler 1991)。翅退化現象を比較発生学的な視点から理解することは、性的二型に伴う退化形質の起源やその進化的変遷を解明するうえで極めて重要である。

本稿では、これまでに取り組んできた鱗翅目の雌にみられる翅退化現象に関して、シャクガ科とミノガ科の複数種を対象とした比較発生学的研究を通じて得られた知見を、(1) 翅退化様式の後胚発生パターンの多様性、(2) 雌特異的な予定細胞死のトリガーとして作用するエクジステロイド応答、(3) ミノガ科昆虫における翅退化様式の発生パターンを分子系統樹にマッピングすることによる進化プロセスの推定、(4) 総括と今後の展望について総合的に紹介する。

1. シャクガ科 (フユシャクガ類) の翅退化様式に関する比較発生学的研究

フユシャクガ類では、雌の翅は完全消失 (無翅型) から痕跡的に残存 (痕跡翅型)、短縮した翅 (短翅型) まで多様な形態を示す (Nakajima 1998)。フチグロトゲエダシャク *Nyssiodes lefuarius* (無翅型) では、蛹期初期に翅上皮がアポトーシスとオートファジーによる予定細胞死を伴って急速に消失することが、TUNEL 法や透過型

電子顕微鏡観察から明らかとなった (Niitsu 2001; Niitsu et al. 2014)。これに対し、カバシタムクゲエダシャク *Sebastosema bubonaria* (痕跡翅型) では細胞死の進行が途中で停止し、結果として痕跡的な翅が形成される (Niitsu et al. 2023)。トギレフユエダシャク *Protalcis concinnata* (短翅型) では翅の辺縁部で細胞死が生じ、無翅型や痕跡翅型に特有の基部側からの予定細胞死は確認されなかった (Niitsu and Kamito 2021)。このように、フユシャクガ類の翅退化パターンの多様性は、予定細胞死の時系列的進行とその空間分布の違いに起因することが示された。また、これらの現象は解剖学的観察および組織形態学的観察の両面から明らかにされた。

2. フチグロトゲエダシャク蛹翅におけるエクジステロイド応答により誘導される予定細胞死

無翅型であるフチグロトゲエダシャクの蛹にエクジステロイド (20E) を投与した実験において、明確な性差を示す応答が確認された。両性の蛹に微量の20Eをインジェクションすると、雄では鱗粉形成と上皮の分化が進行する一方、雌ではアポトーシスやオートファジーによる予定細胞死が起こり、翅膜上皮が急速に退縮する過程が確認された (Niitsu et al. 2014)。さらに、20E投与後の細胞小器官の超微形態変化を追跡したところ、雌では投与72時間以降に自食胞やアポトーシス小体が出現し、ミトコンドリアの変形 (湾曲、輪状化) や粗面小胞体 (RER) の減少といった細胞死の前駆的变化が観察された。一方、雄では鱗片細胞の出現や翅膜形成が進行した。

* Abstract of the lecture presented by the laureate of The 6th Oka Hidemichi Award, the Arthropodan Embryological Society of Japan, in the 61st Annual Meeting of the Arthropodan Embryological Society of Japan, June 6–7, 2025, Nasu Kogen, Tochigi, Japan.

透過型電子顕微鏡観察では、雄の上皮細胞では粗面小胞体が発達する一方、雌ではミトコンドリアの異常形態や粗面小胞体の発達不全が認められ、予定細胞死の前駆的特徴が顕著であった。これらの一連の結果は、翅退化の性的分化において、20E の応答と細胞内オルガネラ分化の性差が翅退化の性差決定に関与していることを示唆する (Niitsu and Kamito 2022)。

3. ミノガ科の翅退化様式に関する比較発生学的研究

ミノガ科の雌では、「ウジ虫型」と「無翅型」の翅退化様式が確認されている (Saigusa 1962; Rhainds et al. 2009)。ヨーロッパに広域に生息する「ウジ虫型1」の *Epichnopterix plumella* では、終齢期の翅原基が蛹期初期まで一時的に発達するが、その後急速に退縮し翅原基は完全に消失する (Niitsu et al. 2011)。また、「ウジ虫型2」のオオミノガ *Eumeta variegata* では、終齢幼虫期に翅原基がわずかに形成されるものの、その後の発達が遅延して進行せず、最終的に胸部表皮へと吸収されて消失する (Niitsu 2003)。 *E. plumella* とオオミノガの雌成虫は完全に翅を欠くウジ虫型 (vermiform 型) となる。「無翅型」で、亜科の異なるアキノヒメミノガ *Bacotia sakabei*、イノウエヒメミノガ *Proutia* sp. とハイイロチビノガ *Taleporia trichopterella* では終齢期の翅原基が蛹期初期まで一時的に発達する。その後、予定細胞死により翅原基は急速に退縮するが、途中で退縮を停止して痕跡的な蛹翅となる。その後、蛹から成虫への変態の過程で2度目の退縮が予定細胞死によって起こり、さらに微小な痕跡翅となる (Niitsu and Kobayashi 2008)。

上記の研究結果に基づき、アジア産33種とヨーロッパ産1種の計34種のミノガ科昆虫を対象に分子系統解析を行い、翅退化を生じさせるこれらの後胚発生パターンを基に3つの翅退化様式を系統樹上にマッピングした結果、「無翅型」→「ウジ虫型」という段階的な退行進化過程が少なくとも2回以上独立に出現したことが明らかとなった (Niitsu et al. 2017)。本結果は、異なった系統群で類似の退化現象がみられることから、翅の退化がミノガ科内において独立に複数回に平行進化が起こったことを示唆する。

4. 総括と今後の展望

本研究を通じて、鱗翅目における雌の翅退化は、幼虫期の翅原基と蛹期の翅形成のプロセスにおいて、特定のタイミングでその成長を停止または退縮させる発生機構が関与していることを明らかにした。翅退化の発生基盤には、異時性 (ヘテロクロニー) の観点から、発生初期の発育が遅延する「Retardation 型」と、翅形成後に退縮が生じる「Reduction 型」という性質の異なる2種類のパターンが認められる。これらの発生パターンが生じる背景には、予定細胞死、エクジステロイドによるホルモン応答の性差による差異があると考えられる。また、異なる系統群において類似の翅原基退縮が独立に生じていることから、これらは平行進化の一例であると考えられる。同時に、異なった系統間で特定の発生段階に類似

した退縮パターンが生じる背景には、発生拘束による進化的制約の存在が示唆される。

今後は、比較発生学的知見に加えて、内分泌応答による雌特異的な細胞死を誘導するシグナルカスケードと、性決定遺伝子のカスケードとのクロストークの解明、さらに翅形空間に関わるパターンニング遺伝子の発現パターンの解明など、翅退化を生じさせる分子発生基盤の解明が求められる。

現在、フチグロトゲエダシャクとコシロモンドクガ *Orgyia postica* をモデルに RNA-Seq による翅形質における雌特異的な遺伝子発現に関する網羅解析と翅退化に関与する候補遺伝子のスクリーニングを進めており、翅退化機構の分子発生基盤の解明を目指している。将来的には、雌特異的に生じる翅退化現象の多様性とその進化的変遷を解明するため、多角的アプローチによる包括的な研究展開を進めていく予定である。

引用文献

- Heppner JB (1991) Brachyptery and aptery in Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera*, **2**, 1–40.
- Nakajima H (1998) A taxonomical and ecological study of the winter geometrid moths (Lepidoptera, Geometridae) from Japan. *Tinea*, **15** (Suppl. 2), 1–246.
- Niitsu S (2001) Wing degeneration due to apoptosis in the female of the winter moth, *Nyssiodes lefuarius*. *Entomological Science*, **4**, 1–7.
- Niitsu S (2003) Postembryonic development of the wing imaginal disc in the female wingless bagworm moth, *Eumeta variegata* (Lepidoptera, Psychidae). *Journal of Morphology*, **257**, 164–170.
- Niitsu S, T Kamito (2021) Morphological and histological examination of short-wing formation in the winter moth *Protalcis concinnata* (Insecta: Lepidoptera, Geometridae). *Journal of Morphology*, **282**, 160–168.
- Niitsu S, T Kamito (2022) Early cellular development induced by ecdysteroid in sex-specific wing degeneration of the wingless-female winter moth. *Cell & Tissue Research*, **387**, 29–38.
- Niitsu S, Y Kobayashi (2008) The developmental process during metamorphosis that results in wing reduction in females of three species of wingless-legged bagworm moths, *Taleporia trichopterella*, *Bacotia sakabei* and *Proutia* sp. (Lepidoptera: Psychidae). *European Journal of Entomology*, **105**, 699–708.
- Niitsu S, I Sims, T Ishizaki (2011) Morphology and ontogeny of wing bud development during metamorphosis in females of the wingless bagworm moth *Epichnopterix plumella* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Psychidae). *Nota Lepidopterologica*, **34**, 103–110.
- Niitsu S, K Toga, S Tomizuka, K Maekawa, R Machida, T Kamito (2014) Ecdysteroid-induced programmed cell death is essential for sex-specific wing degeneration of the wingless-female winter moth. *PLOS ONE*, **9**, e89435.
- Niitsu S, H Sugawara, F Hayashi (2017) Evolution of female-specific wingless forms in bagworm moths. *Evolution &*

Development, **19**, 9–16.

- Niitsu S, K Onoue, T Tanio, H Ito, H Naka, H Nakajima, Y Sakamoto, T Someya, T Yano, T Kamito, H Endo, M Yago (2023) Cell death and wing reduction during the metamorphosis of sex-specific flightless morphs in winter geometrid moths. *Journal of Morphology*, **284**, e21616.
- Rhainds M, DR Davis, PW Price (2009) Bionomics of bagworms (Lepidoptera: Psychidae). *Annual Review of*

Entomology, **54**, 209–226.

- Saigusa T (1962) On some basic concepts of the evolution of psychid moths from the points of view of the comparative ethology and morphology. Tyo to Ga, **12**, 120–143. (In Japanese with English summary).
- Sattler K (1991) A review of wing reduction in Lepidoptera. *Bulletin of the British Museum Natural History (Entomology)*, **60**, 243–288.